

CAPITULO 13

ESTRATEGIAS DE LAS PLANTAS FRENTE AL CONSUMO POR LOS HERBÍVOROS

J. Azorín y D. Gómez

Introducción

Las plantas constituyen la base de la alimentación -de la “pirámide trófica”- en nuestro planeta gracias a su capacidad para sintetizar glucosa utilizando energía solar mediante un proceso químico fundamental que es la fotosíntesis. Una parte importante de lo que las plantas producen es consumido por multitud de animales, tanto invertebrados como vertebrados. Estos animales, los herbívoros, pueden influir así, de manera decisiva, sobre el éxito o “eficacia biológica” de las plantas, reduciendo su tasa de crecimiento y reproducción e induciendo distintas adaptaciones morfológicas, fisiológicas, fenológicas, reproductivas, etc. Mientras, las plantas tratan a su vez de evitar o reducir el expolio (Harborne, 1982). Esta relación entre plantas y animales se ha forjado en millones de años de historia evolutiva, por lo que no debería sorprendernos los sofisticados sistemas de defensa que las plantas han adquirido con el fin de evitar la depredación o, al menos, reducir sus consecuencias. El herbivorismo se convierte así en un factor

determinante en el origen y conformación de los pastos y, por ende, de la vegetación (Rosenthal y Janzen, 1979).

El efecto de los herbívoros sobre los pastos puede resumirse en tres aspectos o acciones principales: el consumo, el pisoteo y el estercolado. La intensidad de cada uno de estos aspectos determinará en gran medida, junto a los factores abióticos antes comentados, las características de la vegetación. Las estrategias defensivas de las plantas frente al herbivorismo constituyen una respuesta adaptativa que traduce fielmente muchas pautas y mecanismos de la propia evolución biológica. La *figura 13.1* resume las principales estrategias defensivas de las plantas:

De acuerdo con el esquema anterior, los mecanismos defensivos de las plantas frente a los herbívoros se pueden agrupar en un primer nivel en dos estrategias principales y alternativas: adaptación al consumo y evitación del mismo. Ambas estrategias pueden aparecer claramente delimitadas en algunas especies vegetales o bien coexistir en una misma planta con la consiguiente ventaja competitiva dentro de su comunidad. Hay que recordar aquí cómo algunas plantas “permiten” el consumo de algunas de sus partes, pero defienden las zonas más vitales mediante la acumulación de defensas de distinto tipo.



Fig. 13.1. Estrategias de las plantas frente al consumo de los herbívoros.

Adaptación y tolerancia al herbivorismo

Bastantes plantas permiten el consumo por herbívoros en mayor o menor grado minimizando el daño causado o, incluso, obteniendo ventaja de dicho consumo. Vamos a centrarnos en el herbivorismo por mamíferos que ha jugado un importante papel en la evolución de las plantas hacia formas de crecimiento resistentes, especialmente en los ecosistemas pastorales que son ahora el objeto de nuestro interés.

La adaptación al herbivorismo se manifiesta por distintos tipos de mecanismos, a veces de gran complejidad y que han sido objeto de abundantes estudios. Resumimos a continuación los más importantes:

Adaptaciones morfológicas.

La intensidad del consumo por los herbívoros afecta a la morfología de las plantas y ocasiona diferentes formas de crecimiento. En general, el herbivorismo crónico por grandes herbívoros puede conducir a portes -genotipos- prostrados que crecen mediante la propagación

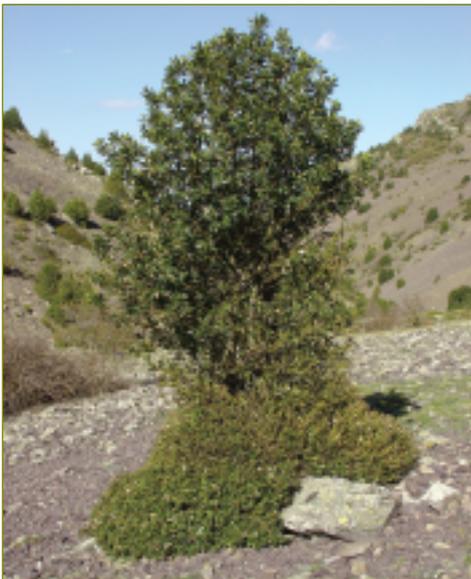


Fig. 13.2. El ramoneo de los arbustos provoca cambios en su porte y morfología foliar, como puede apreciarse en el acebo (*Ilex aquifolium*) de la fotografía. (Foto: D.Gómez)

vegetativa y el rebrote lateral, mientras que el herbivorismo intenso pero esporádico, suele dar lugar a plantas más erectas, que compiten bien por la luz, pero con menos capacidad para la propagación vegetativa.

Algunas plantas presentan una mayor tolerancia a la defoliación, principalmente por la disponibilidad de yemas axilares y meristemas (tejidos de tipo embrional con capacidad de diferenciación y regeneración) que les permiten un crecimiento rápido para restaurar los tejidos perdidos por el consumo herbívoro. Estos mecanismos están muy extendidos, en las gramíneas (Familia Poaceae) y también en algunas leguminosas que, en conjunto, constituyen las plantas más abundantes en muchas comunidades de pastos.

Las gramíneas merecen una mención especial por constituir un grupo de vegetales muy bien adaptados al pastoreo; sus meristemas se sitúan cerca del suelo protegidos por las vainas de las hojas basales y frecuentemente cubiertos por capas de los propios restos foliares o bien por musgo. Este tipo de crecimiento proporciona a los tejidos meristemáticos basales un buen refugio frente a la mayoría de sus consumidores y ha obtenido un gran éxito evolutivo, como lo prueba el predominio de estas plantas en muchos de los ecosistemas pastorales del planeta.

El crecimiento de muchas de las plantas que conforman los pastos es dependiente, además de las yemas axilares, de la disponibilidad y actividad de los meristemas intercalares (situados en la base o en la parte media de tallos y hojas) y apicales (situados en el extremo) cuyo crecimiento varía en velocidad y en el tiempo en que se produce y también resulta diferente en las distintas especies vegetales y estados fenológicos. El crecimiento de las hojas o tallos es más rápido desde los meristemas intercalares puesto que la división celular se produce previamente dentro del primordio

de la hoja y así el crecimiento ocurre rápidamente de esta expansión celular. El crecimiento desde los meristemas apicales es más lento debido al tiempo necesario para la diferenciación celular, previa a la expansión celular. En el caso de las yemas axilares, la tasa de crecimiento es más lenta por ser mayor el tiempo requerido para su activación y la diferenciación del primordio foliar (Hodgson et Illius, 1996))

También existe una diferencia en la tolerancia al pastoreo entre las plantas rizomatosas (las que se expanden mediante tallos subterráneos) y las cespitosas (las que forman “céspedes” o “macollas”) debida a la disponibilidad de meristemas durante la defoliación. En las especies rizomatosas son más frecuentes los meristemas activos durante todo el periodo de crecimiento y por lo tanto serán más sensibles a la defoliación cuando la densidad de sus tallos esté en mínimos estacionales.

En las plantas cespitosas, el desarrollo sincronizado de sus tallos incrementa la susceptibilidad a una mayor pérdida de meristemas activos cuando la defoliación se produce después de la elongación internodal. Este desarrollo sincronizado ocasiona también fluctuaciones en la tolerancia al pastoreo con la progresión del desarrollo fenológico de la



Fig. 13.3. Las gramíneas constituyen el grupo de plantas con mayor adaptación al pastoreo mediante su gran capacidad de producir rebrotes para restaurar sus órganos vegetativos. (Foto izq.: D. Gómez, dcha.: J. V. Ferrández)

planta. Por el contrario, la variación estacional en la tolerancia a la defoliación es mucho menor en especies con desarrollo asíncrono de los tallos. La mayoría de las gramíneas cespitosas tolerantes al pastoreo desarrollan con frecuencia sus tallos de forma asíncrona, minimizando así el impacto de la defoliación de una forma similar a la descrita para las rizomatosas.

Consecuencia de lo anterior es que el pastoreo en distintas épocas del año puede afectar de forma diferencial a la regeneración y mantenimiento de los distintos tipos de pasto.

Aunque hemos mencionado sólo el consumo, no hay que olvidar el efecto que el pisoteo tiene sobre el crecimiento y la regeneración de los órganos vegetales (y sobre la compactación del suelo) y que puede favorecer ciertas morfologías, formas de regeneración, reproducción, etc.

Mecanismos fisiológicos.

Procesos compensatorios

Se han identificado diversos mecanismos fisiológicos y morfológicos capaces potencialmente de incrementar el crecimiento tras la defoliación mediante alguna compensación en la fotosíntesis, el reparto de recursos, la absorción de nutrientes o la capacidad de rebrote. Estos mecanismos se denominan “compensatorios” porque, de una u otra manera, promueven neutralizar o minimizar el daño causado por la defoliación y parecen estar inducidos por condiciones específicas todavía muy poco conocidas y también por los ritmos de herbivoría, factores ambientales (bióticos y abióticos) y por las relaciones de competencia con las plantas vecinas. La fotosíntesis compensatoria, por ejemplo, está relacionada con el hecho de que la mayor tasa fotosintética aparece en el momento del despliegue foliar y disminuye de ahí en adelante (Caldwell, 1984). En consecuencia, una planta que haya

sido previamente defoliada, podrá mostrar una mayor proporción de hojas jóvenes y, por tanto, una mayor tasa fotosintética. Sin embargo, la fotosíntesis depende de muchos otros factores que habrá que considerar.

También dista de ser conocida la importancia que tienen los procesos compensatorios sobre el crecimiento individual de las plantas y sobre la productividad de la comunidad tras el pastoreo. Sea como fuere, resulta fácil comprender que los procesos compensatorios pueden tener un importante significado evolutivo en la interacción pasto-herbívoro y que juegan un importante papel en las relaciones de competencia (Järemo et Palmqvist, 2001).

Los mecanismos compensatorios actúan de forma directamente proporcional a la intensidad y frecuencia de la defoliación, impidiendo que el crecimiento de la planta quede suprimido, pero sólo en contadas ocasiones incrementan el crecimiento total de la planta, más allá del conseguido por las que no han sido defoliadas. (McNaughton, 1983 y 1985)

Hay que señalar, por último, que la expresión de estos mecanismos no siempre está relacionada de forma directa con la sensibilidad o tolerancia de una planta al pastoreo y así, por ejemplo, especies con una tasa similar de fotosíntesis compensatoria pueden presentar un grado muy dispar de tolerancia al herbivorismo (Nowak et Caldwell, 1984).

Mecanismos reproductivos

Si a nivel individual y poblacional la adaptación de las plantas al herbivorismo tiene mucho que ver con los mecanismos señalados anteriormente, la pervivencia generacional depende en gran medida de los mecanismos reproductivos. Es bien conocido que muchas especies vegetales presentan, además de la sexual, reproducción o multiplicación vegetativa. Esta multiplicación es muy abundante en las especies pascícolas, en particular en las que

resultan dominantes en muchos pastos de montaña (*Festuca*, *Nardus*, *Poa*, *Trifolium*) y consiste en la expansión mediante rizomas, cormos, tubérculos, bulbos o estolones. No es necesario explicar que las plantas con estos mecanismos reproductivos podrán afrontar con mayor éxito episodios severos de defoliación y pisoteo.

Aunque no disponemos todavía de estudios detallados, parece razonable pensar que la reproducción vegetativa es predominante en los pastos densos de media y alta montaña (tal como sucede en general en los situados en condiciones méxicas y semiáridas), mientras que la reproducción mediante semillas quedaría relegada en los pastos de montaña a los más ralos y a la colonización de “huecos” originados por fenómenos físicos, perturbaciones animales, boñigas, etc. En cualquier caso, la reproducción sexual, aunque poco frecuente, (vinculada a los años con condiciones climáticas más favorables) resulta imprescindible para mantener la diversidad genética y permitir la regeneración poblacional subsiguiente a la mortalidad de plantas producida por perturbaciones a gran escala.

La producción de semillas y el desarrollo de un banco de las mismas se pueden interpretar tanto como una estrategia de evitación como de tolerancia al pastoreo. Aunque el corto ciclo vegetativo de las anuales podría funcionar en algunos casos como un mecanismo temporal de evitación, la producción de semillas y creación de un banco debe ser considerado un mecanismo para garantizar el establecimiento y posterior desarrollo de las plantas tras episodios drásticos de herbivorismo.

Además la persistencia de los pastos es dependiente del reclutamiento de plantas procedentes de semillas, tanto para poblaciones de especies perennes como anuales. La mayor entrega a la reproducción de las

especies anuales frente a las perennes se refleja en una contribución mayor de las primeras al banco de semillas, incluso aunque las perennes puedan ser más abundantes. Por último, hay que considerar que el pastoreo puede reducir la producción de semillas de forma directa por el consumo de flores y frutos e indirectamente por la afección a la disponibilidad de recursos para la reproducción y por la alteración del ambiente para su germinación y posterior establecimiento de las plántulas.

Calidad nutritiva y palatabilidad:

Dada la condición de alimento que las plantas constituyen para los herbívoros, resulta evidente que éstos tratarán de seleccionar las que les resulten más beneficiosas desde un punto de vista metabólico y energético. Por tanto, una mayor o menor calidad nutritiva constituirá -de forma más o menos directa un factor atractivo o disuasorio para los herbívoros.

El concepto de palatabilidad de una planta aborda la sensación que su consumo produce en el herbívoro que la ingiere. Se dice que una planta es palatable cuando resulta grata al paladar y, viceversa, se habla de poco palatable o no palatable cuando su tacto o sabor es desagradable. Aunque el concepto nos parezca muy familiar, resulta difícil precisarlo y cuantificarlo debido a las diferentes preferencias y sensibilidades que presentan los herbívoros -incluso a nivel de razas- y a la propia variación que las plantas experimentan en su desarrollo.

En cualquier caso, la palatabilidad no guarda necesariamente relación con la calidad nutritiva y así, algunas especies muy productivas y con buen valor nutritivo pueden resultar poco consumidas por los herbívoros por tener una baja palatabilidad debido a la aspereza de sus órganos por la presencia de pelos, espícu-

las, etc. o bien por la presencia de sustancias (taninos, alcaloides) que les confieren sabores amargos.

Como resulta lógico, un buen grado de palatabilidad supone una predisposición al consumo y las especies más palatables tienden a ser más tolerantes a la defoliación y más sensibles a las reservas de nutrientes que las no palatables y adquieren ventaja competitiva cuando el pastoreo promueve una aceleración del intercambio de nutrientes (Díaz et al., 2001). Esta relación resulta trascendente para entender cómo el pastoreo origina el pasto y puede, en ciertas condiciones pero no siempre, redundar en una mejora de los pastos, mientras, al contrario, el abandono puede ir parejo al “embastecimiento” o pérdida de calidad pastoral.

Otros mecanismos relacionados con la tolerancia

Junto a la palatabilidad, hay que mencionar otras propiedades organolépticas que determinados herbívoros pueden percibir con distinta intensidad (aspecto, estado fenológico, afección por el pisoteo o deyecciones de otros animales) y que pueden provocar atracción o rechazo.

En los últimos años está cobrando interés el estudio de la “resistencia a la tracción” o a la rotura de tallos y hojas ante el diente del animal que aparece de forma diferencial en distintas especies y órganos y que puede resultar de gran importancia a la hora de evaluar la predisposición de las plantas al herbivorismo y, por ende, su calidad pastoral.

Hay que mencionar también la localización topográfica y temporal de las plantas que puede obrar facilitando o dificultando su consumo como se explica más adelante (ver “escape espacial y fenológico”).

Por último, valga insistir en que las distintas especies vegetales presentan diferentes

umbrales de tolerancia a los herbívoros -al consumo, pero también al pisoteo y a la fertilidad- que, además, pueden variar en una misma planta a lo largo del período vegetativo. Estas diferentes capacidades de adaptación subyacen tras la composición vegetal de los pastos en función de la presión ganadera y constituyen un aspecto muy importante a la hora de diseñar planes de gestión o definir cargas ganaderas. Si este umbral es superado, la tasa de renovación de biomasa no puede compensar la pérdida de la misma, por lo que quedan anulados los mecanismos de tolerancia y adaptación de las plantas, ocasionando una degradación del pasto o incluso su desaparición, como ha ocurrido y ocurre en muchos territorios del planeta, -en particular en zonas áridas- a causa del sobrepastoreo, contribuyendo a los fenómenos de erosión y desertificación.



Fig. 13.4. Protección física frente al herbivorismo. Tallos de *Rosa sicula* (izquierda) protegidos por acúleos. El cardo azul (*Eryngium bourgatii*) presenta brácteas y hojas con terminaciones punzantes (en el centro) y la cebadilla (*Hordeum vulgare*) aristas denticuladas que dificultan su consumo. (Foto izqda.: J.V. Ferrández, centro: M. Maza, dcha.: D. Gómez)

Evitación, disuasión o rechazo

En muchas ocasiones las plantas tratan de disuadir a los herbívoros que pretenden ingerirlas o, como mal menor, intentan reducir la pérdida de biomasa o la probabilidad e intensidad del herbivorismo. En esta suerte de “confrontación” se han desarrollado complejos mecanismos que han dado lugar a innumerables arsenales defensivos tanto de tipo físico o mecánico como químico.

Protección mecánica

Se basa en una gran variedad de estructuras defensivas externas sobre flores, tallos, hojas y frutos, del tipo espinas, aguijones, glándulas, pelos, etc. que adoptan formas y disposiciones muy diversas y se han desarrollado a partir de la modificación de hojas, estípulas, brácteas y otras partes de la planta. En el caso de las gramíneas, la silicificación de los tejidos es la forma de defensa física más importante; la sílice embastece el pasto y acelera el desgaste dental. Algunos autores sospechan que el pastoreo puede estimular la acumulación de sílice como respuesta de la planta frente al mismo.

Protección química

Está relacionada con la capacidad de muchas plantas de sintetizar una gran cantidad de biocompuestos llamados a veces “metabolitos secundarios” ya que no intervienen de forma directa en los procesos metabólicos primarios, que son aquellos relacionados directamente con el crecimiento, desarrollo y reproducción (por ejemplo la síntesis proteica, el metabolismo oxidativo de los carbohidratos, o la replicación y transcripción del ADN).

Los metabolitos secundarios de las plantas, han sido utilizados por el hombre desde el amanecer de los tiempos por sus propiedades tóxicas o farmacológicas. Sin embargo, la función de estos compuestos no ha sido bien entendida, en parte por la peyorativa

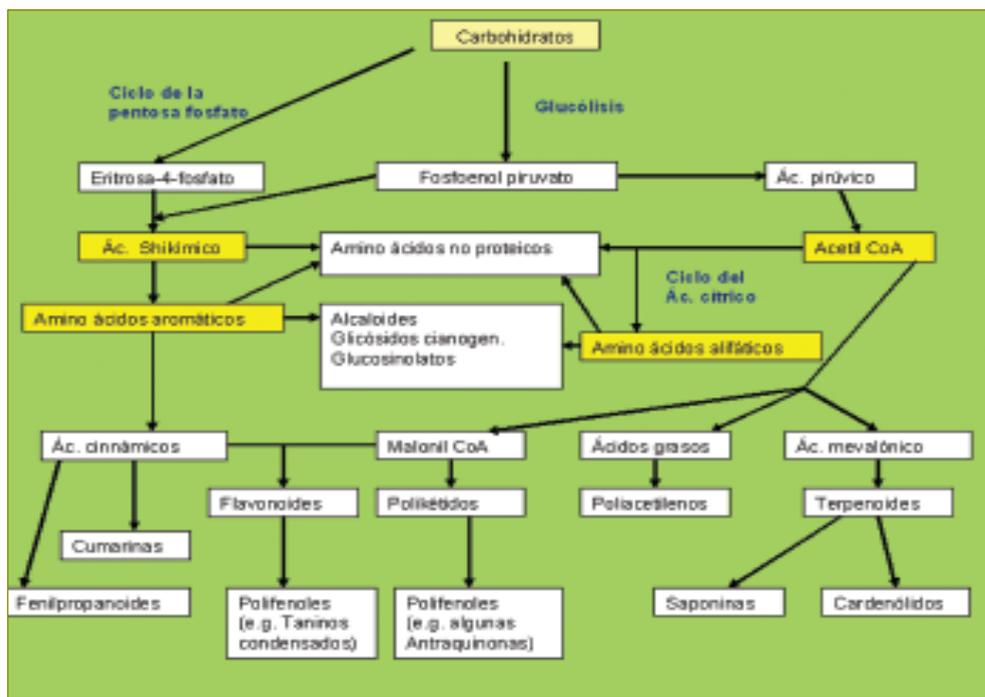


Fig. 13.5. Vías metabólicas para los principales grupos de compuestos secundarios de las plantas. Los componentes del metabolismo primario, utilizados como precursores para formar compuestos secundarios, aparecen resaltados en amarillo (Lindroth, 1989).

connotación de “secundario”, hasta hace poco más de un siglo, cuando se comienza a sospechar el papel trascendente que estos compuestos juegan en la protección de las plantas frente a los herbívoros. En los últimos años se ha podido evidenciar la importancia de los metabolitos secundarios en las relaciones ecológicas, su función en la interacción de las plantas con sus patógenos, competidores, polinizadores, dispersores de semillas y consumidores, junto a la protección frente a estrés físicos (radiación ultravioleta, desecación, etc). Algunos de estos compuestos juegan además un importante papel en el metabolismo interno de las plantas, funcionando como reguladores de procesos bioquímicos o como almacenadores de ciertos elementos (nitrógeno y carbono) que, más tarde, pueden ser reciclados dentro de las vías metabólicas primarias.

Para poder utilizar compuestos tóxicos como defensa frente a los herbívoros, las

plantas deben superar un gran obstáculo, a saber: ¿Cómo interferir sistemas bioquímicos y fisiológicos que son en lo fundamental iguales a los propios, sin sufrir autotoxicidad?. Para protegerse de sus propias toxinas aparecen diversos mecanismos. A veces, los compuestos tóxicos están localizados en glándulas o en vacuolas especializadas, mientras que otros se acumulan en la pared celular o en la superficie de hojas y tallos. Algunos otros son almacenados como precursores inactivos, que se activarán únicamente cuando el tejido donde se almacenan es dañado (por ejemplo, en las plantas que contienen glicósidos cianogénicos y enzimas activadores -glicosidasas- y ambas sustancias están separadas en los tejidos de las plantas). Si trituramos una hoja, los dos compuestos entran en contacto y se produce la liberación de ácido cianhídrico. Otros compuestos, como algunos alcaloides, llegan a ser tóxicos únicamente tras la

ingestión y subsiguiente activación metabólica por el herbívoro, o bien tras su acumulación a lo largo de cierto tiempo y tras sobrepasar un umbral que desencadena el inicio de la intoxicación.

En la *figura 13.5* se pueden observar los compuestos químicos de las plantas y las vías fundamentales en la síntesis de metabolitos secundarios. Tres componentes principales del metabolismo primario son precursores en la síntesis de compuestos secundarios: **ácido shikímico, aminoácidos y acetil coenzima A**. Hay, así mismo, tres rutas que pueden considerarse principales para la biosíntesis de los metabolitos secundarios: la del ácido shikímico, la del acetato y la del mevalonato; estas vías están presentes en todas las plantas vasculares e intervienen también en la formación de algunos metabolitos primarios, lo que da una idea de la antigüedad de estos mecanismos en la historia evolutiva de las plantas.

La glucólisis, supone la formación de moléculas que serán utilizadas como productos de partida para la síntesis de compuestos necesarios para la planta, almacenamiento de energía en forma de ATP (Adenosin trifosfato) y formación de NADH (forma reducida de la Nicotinamida adenina dinucleótido).

El ciclo de la pentosa fosfato es una vía alternativa a la glucólisis, para la degradación de la glucosa. Mediante esta vía se genera potencial de reducción en el citoplasma en forma de NADPH (forma reducida de la Nicotina adenina dinucleótido fosfato), se convierten las hexosas en pentosas, fundamentalmente la ribosa-5-fosfato necesaria para la síntesis de ácidos nucleicos y finalmente la eritrosa-4-fosfato formada en el ciclo será utilizada para la síntesis de compuestos aromáticos.

El ciclo del ácido cítrico cumple tres funciones fundamentales, por un lado es una fuente de donadores de electrones como el

NADH y el FADH₂ (forma reducida de la flavina adenina dinucleótido) que son posteriormente oxidados dando lugar a la formación de una cantidad considerable de energía. Por otro lado supone una síntesis directa de ATP, y por último la formación de esqueletos carbonados que serán utilizados en la síntesis de aminoácidos, mediante su posterior aminación con el amoníaco formado como producto final en la reducción de los nitratos (Lehninger, 1972).

Diferentes clases de defensas químicas

A) Reductores de la digestibilidad

Muchas de las plantas que constituyen los pastos, en particular las monocotiledóneas, poseen polímeros complejos y cristales inorgánicos que interfieren en el proceso de su digestión. Los efectos de estos compuestos son cuantitativos, esto es, dependen de la dosis consumida. Así, cuanto más alta es su proporción en la dieta menos ventajas nutricionales obtienen los animales tras la ingesta. Entre los compuestos más importantes de este tipo podemos citar **celulosa, hemicelulosa y pectina**, polisacáridos complejos que forman parte de la pared celular de las plantas.

La **celulosa** esta formada por cadenas lineales de polímeros de glucosa y forma agregados fibrilares cristalinos que confieren a la pared celular una gran resistencia; estas estructuras se mantienen mediante puentes de hidrógeno intramoleculares que, aunque son enlaces débiles, proporcionan una unión muy fuerte dada la gran cantidad que se establece entre las cadenas de glucosa que componen la fibra.

Las **hemicelulosas** están constituidas por polímeros amorfos que pueden estar formados por azúcares distintos, aunque poseen características estructurales comunes. No pueden formar agregados como lo hacen las cadenas de celulosa, pero sí pueden cristalizar con estas últimas formando puentes de hidrógeno entre

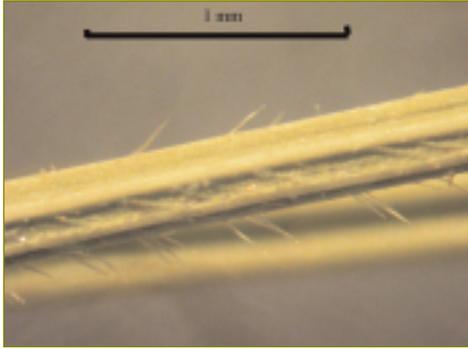


Fig. 13.6. El alto contenido en sílice en las hojas de muchas gramíneas disuade a los herbívoros de su consumo, como sucede con el cervuno (*Nardus stricta*) de la fotografía. (Foto: D. Gómez)

los grupos $-CH_2OH$ de las mismas y los oxígenos glicosídicos de las hemicelulosas.

Las pectinas son ramnogalacturonanos, galacturonanos, galactanos, arabinanos y arabinogalactanos. El primero está formado por cadenas de ácido galacturónico unidas mediante enlaces $\cdot \alpha$ 1-4. Algunos cationes divalentes principalmente el calcio forman complejos con los grupos carboxilo e hidroxilo de los restos de ácido galacturónico. Las propiedades intercambiadoras de iones que poseen las paredes celulares de las plantas se deben precisamente a estos polisacáridos con ácidos urónicos.

Los animales carnívoros y omnívoros son incapaces de digerir completamente celulosa, hemicelulosas y pectina, mientras que los herbívoros requieren de la simbiosis con determinados microorganismos (bacterias celulolíticas), capaces de producir los enzimas necesarios, para romper estos polímeros y así obtener los correspondientes monosacáridos directamente asimilables por el animal.

Por otro lado, están las ligninas, polímeros fenólicos que confieren rigidez y dureza a los tejidos vegetales, uniéndose mediante enlaces covalentes a la celulosa o a la hemicelulosa. Se forman por deshidrogenación enzimática de los alcoholes cumarílico, coniferílico y sinapílico, seguida por una polimerización no controlada enzimáticamente; los radicales

libres reaccionan unos con otros en una amplia variedad de formas, lo que hace que la lignina no tenga una estructura única definida. Las ligninas interfieren la digestión uniéndose tanto a sustratos carbohidratados como a enzimas digestivos, siendo ellas mismas indigeribles. Estrechamente asociadas con las ligninas están las cutinas, compuestos cerosos no fenólicos, formados principalmente por ácidos grasos de cadena larga como los dihidroxi-octodecanoico y trihidroxi-octodecanoico. Proporcionan a las plantas una doble protección: por un lado forman parte de las cutículas foliares, disminuyen la pérdida de agua por evaporación y, por otro, actúan como reductoras de la digestibilidad. Por último debemos hablar de los taninos que, al igual que las ligninas, son polifenoles pero de una mayor complejidad estructural, difieren además de las ligninas en que estos últimos se encuentran compartimentalizados o libres en el citoplasma, en lugar de unidos a polisacáridos de las paredes celulares. Especialmente importantes para la defensa de las plantas son los taninos condensados, que se encuentran en grandes cantidades en la mayoría de plantas leñosas así como en algunas herbáceas. Los taninos condensados se unen a las proteínas lo que impide su digestión. Los rumiantes y otros animales que se alimentan de plantas con alto contenido en taninos obtienen a menudo muy poco

beneficio nutricional, si bien algunos poseen mecanismos de adaptación consistentes en la desactivación de los mismos mediante su unión a proteínas específicas de la saliva, o por la acción de bacterias ruminales con elevada actividad hidrolítica sobre estos compuestos, lo que les permite nutrirse de especies muy ricas en ellos.

Finalmente la sílice, de la que hemos hablado antes, es totalmente indigerible para los animales además de reducir drásticamente la digestibilidad de los tejidos vegetales, por lo que podría jugar un doble papel, como defensa física a la vez que química.

B) Toxinas

Los compuestos químicos de las plantas, tanto si tienen funciones metabólicas dentro de las células como si no, pueden ser tóxicos para algunos animales. Las toxinas con un papel claramente defensivo formarían parte de lo que hemos llamado “metabolitos secundarios”. A diferencia de los biopolímeros complejos con efectos dependientes de la dosis, este tipo de compuestos más simples interfieren procesos bioquímicos fundamentales de forma “cualitativa”, es decir independientemente de la dosis consumida, bien actuando como sustratos alternativos o bien bloqueando la acción de determinados enzimas a partir

de un umbral relativamente bajo de ingesta. Se han identificado en las plantas miles de compuestos tóxicos de tipo cualitativo. Algunos ejemplos pueden ilustrar su rango de complejidad estructural, actividad química y utilidad biológica.

Toxinas con contenido de nitrógeno:

Alcaloides: Son compuestos nitrogenados, generalmente heterocíclicos, que se comportan como bases frente a los ácidos, formando sales. De acuerdo con su estructura química se agrupan en diferentes familias, ej. bases acíclicas, bases pirrólicas, derivados de la tropolona etc. Se han aislado alrededor de 20.000 alcaloides diferentes en tejidos vegetales. Se estima que entre el 15 y el 30 % de las plantas dicotiledóneas son portadoras de alcaloides, mientras que la mayoría de las monocotiledóneas carecen de ellos. Los efectos tóxicos de los alcaloides incluyen la inhibición de la síntesis de ADN y ARN (cafeína) y la de la mitosis celular (colchicina). Algunos de ellos reproducen el efecto de los gases nerviosos, bloqueando la acción de la enzima acetilcolinesterasa en la sinapsis nerviosa (fisoestigmina); otros pueden actuar

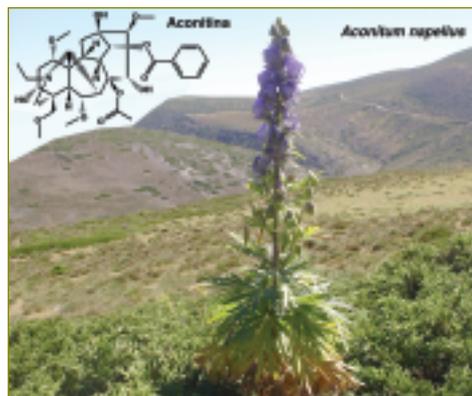
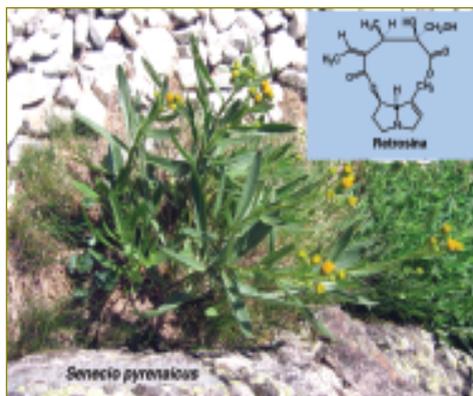


Fig. 13.7. Los alcaloides son un grupo de metabolitos que juegan un importante papel en la defensa química de las plantas. El senecio (*Senecio pyrenaicus*) y el matalobos (*Aconitum napellus*) cuentan con un buen arsenal de estos compuestos. (Fotos: D. Gómez)

como potentes vasoconstrictores, provocando la necrosis de los tejidos afectados (ergotamina), etc.

Aminoácidos no proteicos: La presencia de estos aminoácidos en el reino vegetal está ampliamente documentada. Estos compuestos poseen una estructura muy parecida a la de los aminoácidos esenciales, por lo que pueden ser utilizados erróneamente en la síntesis proteica; el organismo del animal afectado por su consumo producirá proteínas defectuosas, incapaces de cumplir las funciones para las que fueron diseñadas, pudiendo causar graves daños al mismo. Estos aminoácidos, se suelen acumular en las semillas, por lo que además de agentes antimetabólicos, también son almacenadores de nitrógeno. Un ejemplo lo encontramos en algunas especies del género *Vicia*, capaces de producir, β -cianoalanina, que sustituye al aminoácido esencial alanina en la síntesis proteica, causando importantes trastornos a los herbívoros consumidores de estas plantas.

Proteínas tóxicas: Algunas proteínas vegetales se comportan como potentes venenos cuando son ingeridas por mamíferos. Las plantas portadoras de este tipo de prótidos los acumulan en las semillas, cumpliendo así, al igual que en los aminoácidos no proteicos, el doble papel de protección frente a sus posibles consumidores y reserva de nitrógeno. Un ejemplo típico lo encontramos en la *ricina*, proteína muy tóxica de las semillas de *Ricinus communis*. Por otro lado en algunas semillas de leguminosas, podemos encontrar un tipo de glicoproteínas tóxicas, capaces de coagular los eritrocitos de la sangre, son las llamadas fitohemoaglutininas, con marcados

efectos antinutricionales, pues pueden inhibir el crecimiento y reducir la ingesta. También podemos incluir en este apartado a los inhibidores de las proteinasas que obviamente disminuyen drásticamente el valor nutritivo de las plantas que los contienen, puesto que el herbívoro no puede obtener de las proteínas de la planta los aminoácidos esenciales.

Ácido cianhídrico: Esta toxina, que inhibe la respiración celular, se encuentra en las plantas en forma de glicósido cianogénico. Estos compuestos, están formados por una molécula de carbohidrato unida a un anillo fenólico, portador del grupo CN. Algunas familias de plantas muy comunes en nuestras montañas como rosas, leguminosas, gramíneas y lechetreznas (*Euphorbia*), poseen este tipo de moléculas. Cuando los tejidos vegetales de una planta con este tipo de compuestos son dañados, las moléculas del glicósido que están compartimentalizadas, se ponen en contacto con los enzimas (también compartimentalizados), β -glicosidasa e hidroxinitriloliasa y, a continuación, se producen una serie de reacciones encadenadas que dan como resultado la liberación de ácido cianhídrico. Esta sustancia actúa en las mitocondrias bloqueando la acción del enzima citocromo oxidasa, lo que paraliza el transporte electrónico en la respiración celular, con consecuencias a veces letales para el herbívoro.

Glucosinolatos: Tienen una estructura parecida a la de los glicósidos cianogénicos y pueden ser tóxicos para los herbívoros cuando se encuentran en cantidad suficiente, como ocurre en algunas especies silvestres del género *Brassica*. La toxicidad de estos compuestos se debe a

la capacidad que tienen para liberar *isotiocianatos* que tienen una elevada actividad irritante del tracto intestinal, pudiendo provocar en el ganado gastroenteritis aguda.

Otro tipo de toxinas:

Terpenoides: Entre los compuestos que producen las plantas, los terpenoides son quizás los que presentan la mayor importancia biológica dada la gran cantidad de compuestos básicos desde el punto de vista bioquímico, que pertenecen a esta familia. Son principalmente hidrocarburos cíclicos insaturados con una estructura repetida de isopentilpírofosfato. Algunos terpenoides los podemos encontrar en prácticamente todas las plantas superiores puesto que juegan un importante papel en el metabolismo de las mismas, por ejemplo, el ácido giberélico, mientras otros aparecen de forma más esporádica como los terpenos volátiles que son aromáticos y a menudo sirven para atraer polinizadores. Algunos terpenos tienen una función claramente defensiva y se encuentran sólo en algunos grupos vegetales, como sucede con los monoterpenos C10 llamados piretroides conocidos por su acción insecticida que se encuentran en especies del género *Crysanthemum*. La toxicidad de algunos monoterpenos, se debe a su capacidad de inhibir la respiración celular. En otros casos el mecanismo específico de toxicidad resulta desconocido.

Ácido oxálico: Este ácido orgánico se encuentra en muchas especies vegetales (por ejemplo en las acelgas, género *Beta*) y se presenta en forma de oxalato. La ingestión de sales sódica y potásica causa graves problemas a los animales que las

ingieren. Algunos autores sugieren que su mecanismo de acción está relacionado con la inhibición de ciertos enzimas respiratorios (*succinico deshidrogenasa*). Hay rumiantes que cuentan con bacterias capaces de metabolizar el ácido oxálico mediante su conversión a oxalato cálcico, carente de toxicidad, pero este proceso requiere grandes cantidades de calcio, por lo que puede acarrear graves problemas de hipocalcemia.

Hidrocarburos poliacetilénicos: Estos compuestos los podemos encontrar sobre todo en Umbelíferas y Compuestas, algunos de ellos son altamente tóxicos para el ganado, como por ejemplo la cicutoxina, presente en la cicuta (*Cicuta virosa*). Otros, por el contrario, carecen de toxicidad para los mamíferos y algunos autores les han atribuido propiedades insecticidas y antifúngicas.

Otros tipos de defensas

Simbiosis defensiva

Este mecanismo consiste en la asociación de la planta con animales, bacterias u hongos que defienden a su huésped. Las plantas infectadas por hongos sistémicos, productores de alcaloides, pueden resultar beneficiadas de esta relación, aprovechando el efecto tóxico de estos compuestos contra los herbívoros. La mayoría de los hongos endofíticos están distribuidos intercelularmente por todos los tejidos de la planta. Los alcaloides producidos en esta relación simbiótica son capaces de disuadir a los herbívoros, resultando potencialmente tóxicos para el ganado y los humanos. Esta asociación simbiótica se puede interpretar como un mecanismo de defensa en el cual el hongo defiende a la planta hospedadora de los consumidores



Fig. 13.8. La colonización de lugares difícilmente accesibles como grietas, acantilados, etc., constituye una defensa de “escape” frente al herbivorismo. En la fotografía la corona de rey (*Saxifraga longifolia*) protegida en una oquedad. (Foto: D. Gómez)

defendiendo de este modo sus propios recursos. Este tipo de asociación planta-hongo se ha encontrado en diferentes especies del género *Festuca* y *Lolium* muy abundantes en los pastos de nuestras montañas. Por otro lado, algunas plantas parásitas, como la cuscuta, son capaces de transferir desde los tejidos de la planta a la que parasitan, metabolitos secundarios que son utilizados para su propia defensa.

Desarrollo y crecimiento asíncrono y escape espacial

Hay especies vegetales capaces de hacer coincidir las etapas más importantes de su desarrollo, con las épocas de mínima actividad de los herbívoros, lo que les permite “escapar” del pastoreo. Plantas muy comunes en nuestro territorio como la “quitameriendas” (*Merendera montana*) que presentan sus hojas en otoño, invierno y primavera, pueden verse favorecidas por este mecanismo. En otros casos, las plantas evitan su consumo situándose en lugares de difícil acceso para sus predadores, tal sucede con las especies que crecen en fisuras de

acantilados, entre bloques de suelos carstificados o en las zonas situadas a mayor altitud donde pueden pastar sin dificultad los ungulados silvestres pero que resultan difícilmente accesibles al ganado doméstico. A la hora de valorar la potencialidad y calidad pastoral de un territorio, habrá que tener en cuenta pues la accesibilidad de los distintos tipos de pasto para los herbívoros que utilizan la zona.

Ubicación y variación espacial y temporal de las defensas

Los metabolitos secundarios varían cualitativa y cuantitativamente entre las diferentes especies y lo hacen también entre las poblaciones de una misma planta, entre los individuos de esas poblaciones y en los diferentes órganos de un determinado individuo. Puede considerarse un principio general de la estrategia defensiva, que las plantas tenderán a proteger sus órganos tanto más cuanto más importantes sean éstos; así, semillas y flores suelen presentar en muchos casos las mayores concentraciones de tóxicos. En las gramíneas, la sílice se localiza generalmente en los tejidos más vulnerables como hojas e inflorescencias. Parece ser que algunas especies pueden migrar sus compuestos defensivos de una a otra parte de la planta según vaya cambiando el desarrollo fenológico o como respuesta al ataque de un herbívoro en una parte determinada; se ha comprobado, por ejemplo, cómo algunos *Senecio* aumentan la concentración de alcaloides en las hojas como reacción a la amputación parcial de las mismas.

En relación con lo anterior y con los propios mecanismos de síntesis de

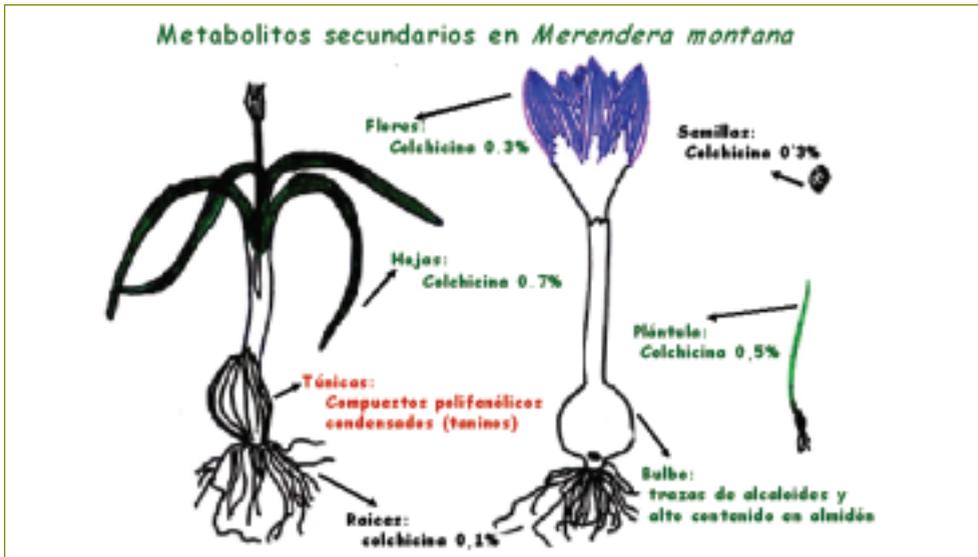


Fig. 13.9. Variación del contenido en alcaloides (valores medios) en distintos órganos de *Merendera montana* (Gómez *et al*, 2003).

los metabolitos secundarios, existe en muchos casos una variación temporal de la toxicidad, que puede ser estacional (de ahí que se señalen fechas particulares para la recolección de ciertas plantas medicinales) o incluso diaria (la belladona, *Atropa belladonna*, presenta una variación diaria en la concentración de sus alcaloides con máxima concentración a primeras horas del día).

Como se comprende fácilmente, todo lo anterior tiene connotaciones a la hora de diseñar los tipos de gestión pascícola y los usos ganaderos, ya que la posible presencia o abundancia de plantas tóxicas en los pastos, deberá ser considerada a la hora de elegir ritmos de pastoreo, tipos de animales, razas, etc.

La respuesta de los herbívoros a la defensa de las plantas

Hemos visto en este capítulo los mecanismos que las plantas han desarrollado a lo largo de la evolución para defenderse de los animales

que las consumen. Los herbívoros, a su vez, tratan de evitar el consumo de las plantas que contengan estas sustancias o, algunos, intentan minimizarlo seleccionando su dieta entre la más alta variedad de especies posible. Además, dentro de una misma especie, el animal procurará escoger las partes (hojas, tallos, flores, etc) que presenten menor toxicidad, tratando siempre de atender unos mínimos requerimientos nutritivos.

Por otra parte los herbívoros han tenido que desarrollar sofisticados mecanismos bioquímicos de detoxificación que les permiten eludir muchas barreras químicas de las plantas; esta práctica supone un elevado coste energético; así, cuando los herbívoros ingieren especies desconocidas se enfrentan a nuevos retos por resolver. De este modo, las defensas de la planta constituyen un factor determinante para su propia supervivencia, condicionando, por otro lado, la capacidad de sus consumidores para sobrevivir y reproducirse. Por último, conviene señalar que la presencia de toxinas no es el único aspecto que condiciona el comportamiento alimentario del animal y que factores como el valor nutritivo,

la morfología, fenología, abundancia o la distribución espacial, son muy importantes a la hora de explicar el comportamiento trófico de los herbívoros.

Referencias bibliográficas

- Harborne, J.B. 1982.- Introduction to Ecological Biochemistry. In: A.P. Inc. (ed.), London.
- Lehninger, A.L. 1972.- *Bioquímica*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Rosenthal, G.A. y Janzen., D.H. 1979.- *Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites*. London.
- Caldwell, M.M. 1984.- Plant requirements for prudent grazing. In: W. Press (ed.), *Developing strategies for rangeland management*, Boulder, CO, USA.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. y Cabido, M. 2001.- Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J. Applied Ecology* 38: 497-508.
- Gómez, D., Azorín, J., Bastida, J., Viladomat, F. & Codina, C. 2003.- Seasonal and spatial variations of alkaloids in *Merendera montana* in relation to chemical defense and phenology. *Journal of Chemical Ecology* 29(5): 1117-1126.
- Hodgson, J. y Illius, A.W. 1996.- *The ecology and management of grazing systems*. pp. CAB International.,
- Järemo, J. y Palmqvist, E. 2001.- Plant compensatory growth: a conquering strategy in plant-herbivore interactions? *Evolutionary Ecology*, 15, 2: 91-102.
- Lindroth, R.L. 1989.- Mammalian herbivore-plant interactions. In: W.G. Abrahamson (ed.), *Plant-Animal interactions*, pp. 163-204. McGraw-Hill Book company,
- McNaughton, S.J. 1983.- Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. 1985.- Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- Nonak, R.S. y Caldwell, M.M. 1984.- A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61: 311-318.